

ХЛОРЕНХІМА СТЕБЛА СУКУЛЕНТНИХ РОСЛИН РОДУ *EUPHORBIA* L. (EUPHORBACEAE)

СЕРГІЙ О. КАЛАШНИК

Анотація. Необхідність виконання стеблом функції фотосинтезу спричиняє цілий ряд структурних та функціональних перебудов у рослинах. Стебло більшості сукулентних рослин роду *Euphorbia* L. тривалий час залишається вкритим лише епідермою, а у рослин деяких видів з'являється палісадна паренхіма, яку можна вважати вторинним або наслідковим пристосуванням до виконання стеблом функції фотосинтезу. Досліджено анатомічну будову однорічних стебел рослин 23 видів роду *Euphorbia*, що мають зелене стебло. Для 12 з них характерна палісадна паренхіма. Палісадна паренхіма у стеблї відрізняється від такої в листках за формою, розмірами та розміщенням клітин. Наявність чи відсутність в первинній корі стовпчастої паренхіми свідчить про рівень спеціалізації тканин пагона до виконання асиміляційної функції. Оскільки на ступінь розвитку палісадної паренхіми впливає кількість сонячної радіації, то наявність та кількість стовпчастої паренхіми напряму не свідчить про пристосування до зростання в умовах певного ступеню аридності. Проте її поява, імовірно, спричинена зростанням рослин в умовах високої інсоляції. Поява палісадної паренхіми у стеблах сукулентно-стеблових рослин пов'язана з редукцією листків та, імовірно, є одним із її наслідків.

Ключові слова: *Euphorbia*, хлоренхіма, палісадна (стовпчата) паренхіма, анатомія стебла, сукулентність, фотосинтез, інсоляція, аридні території

Київський національний університет імені Тараса Шевченка, ННЦ «Інститут біології», НДЛ «Ботанічний сад», Ботанічний сад ім. акад. О.В. Фоміна, вул. Симона Петлюри, 1, Київ, 01032 Україна; kalashniks@ukr.net

Вступ

Хлоренхіма – інтенсивно фотосинтезуюча паренхіма, клітини якої містять численні хлоропласти, зазвичай найбільше розвинута в мезофілі листків (Эзау 1980). Трапляється вона і в стеблах. Однак, якщо в помірних зонах планети молоді зелені стебла багаторічних рослин зазвичай швидко вкриваються корком, то для рослин тропічних і субтропічних територій фотосинтезуюче протягом багатьох сезонів стебло є досить поширеним явищем. Особливо часто трапляється воно у стеблових сукулентів (Гайдаржи та ін. 2011). Необхідність виконання стеблом функції фотосинтезу спричиняє цілий ряд структурних та функціональних перебудов у рослинах. Стебла тривалий час залишаються вкриті лише епідермою, а у рослин деяких видів з'являється палісадна паренхіма (STEINMANN 2000; MAUSETN 2004).

Перспективною для досліджень в даному напрямку є група стеблових сукулентів роду *Euphorbia* L., що налічує понад 800 видів, поширених на аридних територіях тропічних та субтропічних регіонів планети (CARTER 2004). Найбільш широко представлені вони в південній, південно-східній Африці, на о. Мадагаскар. Трохи менше – по всій території Африки, на Канарських островах, о. Сокотра, Аравійському півострові, в Індії, Середземномор'ї та в центральній Америці. Група сукулентних рослин роду *Euphorbia* є неоднорідною, є дані про те, що сукулентність в межах цього космополітичного роду виникла щонайменше п'ять разів. Однак всі вони є представниками рослинності аридних територій і характеризуються подібними пристосуваннями до зростання в умовах високих температур та дефіциту вологи (STEINMANN 2000). Значна частина цих

Табл. 1. Об'єкти дослідження та їх поширення.**Tab. 1.** Objects of research and their distribution.

Види	Батьківщина
<i>E. dendroides</i> L.	Середземномор'я
<i>E. neriifolia</i> L.	Пд. Індія
<i>E. epiphylloides</i> S. Kurz	Індія
<i>E. franckiana</i> A. Berger	Сх. Судан, Еритрея, Пн. Ефіопія
<i>E. lamarckii</i> Sweet	Пд.-Зх. Марокко
<i>E. grandicornis</i> Goebel ex N.E. Brown	Свазіленд, Пд. Мозамбик
<i>E. greenwayi</i> P.R.O. Bally et S. Carter	Танзанія
<i>E. ingens</i> E. Meyer ex Boissier	Замбія, Малаві
<i>E. monteiri</i> Hooker	Пд. Ангола, Намібія, Пн. Ботсвана
<i>E. trigona</i> Miller	?
<i>E. abyssinica</i> Gmelin, <i>E. grandidens</i> Haworth, <i>E. caerulescens</i> Haworth, <i>E. bubalina</i> Boissier, <i>E. mamillaris</i> L., <i>E. meloformis</i> Aiton, <i>E. obesa</i> Hooker	Південна Африка, Східно-Капська провінція
<i>E. pseudocactus</i> A. Berger	Південна Африка
<i>E. tirucalli</i> L.	троп., субтроп. Африка
<i>E. stenoclada</i> Baillon	пд.-зх., пд., центр. Мадагаскар
<i>E. milii</i> Bojer ex Hooker	центр. Мадагаскар
<i>E. leuconera</i> Boissier	? (імовірно прибережні ліси Пн.-Зх. Мадагаскару)
<i>E. pteroneura</i> A. Berger	Пд. Мексика

Примітка: ? – види невідомі на сьогоднішній день в дикому стані, зустрічаються лише в культурі (CARTER 2004).

Note: ? – Species are not known in the wild, but known only as a cultivated plant (CARTER 2004).

рослин має частково чи повністю редуковані листки. Для деяких характерні два типи вегетативних пагонів (в такому випадку пагони I типу несуть здебільшого опірну та водозапасаючу функції, а II типу – функції фотосинтезу та транспірації). У стеблових сукулентів вода запасується в тканинах первинної кори та серцевини. В первинній корі більшості сукулентних рослин роду *Euphorbia* дуже добре розвинута хлоренхіма, у деяких видів хлоропласти зустрічаються навіть в клітинах серцевини (КАЛАШНИК та ГАЙДАРЖИ 2013).

Метою нашої роботи було дослідити особливості хлоренхіми стебла сукулентних рослин роду *Euphorbia* та з'ясувати ступінь її спеціалізації до виконання функції фотосинтезу.

Матеріали і методи досліджень

Робота виконувалась на базі колекції сукулентних рослин Ботанічного саду ім. акад. О.В. Фоміна Київського національного університету імені Тараса Шевченка. Було досліджено анатомічну будову однорічних стебел рослин 23 видів роду *Euphorbia* (Табл. 1). Тимчасові препарати виготовляли зі свіжого та фіксованого матеріалу. Фрагменти стебел фіксували та зберігали у 70% етанолі. Поперечні зрізи стебел виготовляли лезом небезпечної бритви від руки, контрастували I_2KI (Ромейс 1954). Тимчасові препарати зрізів вивчали за допомогою світлового мікроскопа XSP-146TP. Мікрофотографії робили за допомогою цифрової фотокамери Canon PowerShot A630.

Табл. 2. Стовпчаста паренхіма в пагонах сукулентних рослин роду *Euphorbia*.**Tab. 2.** Palisade parenchyma in the shouts of *Euphorbia* succulent plants.

Види*	Кількість шарів клітин стовпчастої паренхіми
<i>E. tirucalli</i> L. (пагони II типу)	~18-20
<i>E. abyssinica</i> Gmelin	~13
<i>E. caerulescens</i> Haworth	~11-12
<i>E. obesa</i> Hooker	~9-10
<i>E. neriiifolia</i> L.	~8
<i>E. mamillaris</i> L.	~6
<i>E. ingens</i> E. Meyer ex Boissier	~5-6
<i>E. meloformis</i> Aiton	~5-6
<i>E. pseudocactus</i> A. Berger	~5
<i>E. lamarckii</i> Sweet	~4
<i>E. grandicornis</i> Goebel ex N.E. Brown	~3-4
<i>E. trigona</i> Miller	~2

Примітка: * – види розміщені у порядку зменшення кількості шарів клітин стовпчастої паренхіми.

Note: * – species placed in descending order due the number of layers of palisade parenchyma.

Результати та їх обговорення

Клітини корової паренхіми досліджуваних рослин містять значну кількість хлоропластів, які концентруються в периферійних ділянках клітин, а їх кількість в напрямку до серцевини поступово зменшується без чітких меж (Рис. 1).

Крім наявності хлоропластів у коровій паренхімі досліджуваних рослин, в пагонах деяких видів нами виявлено стовпчасту паренхіму, що зазвичай не характерно для тканин стебла (Табл. 2). Раніше вже відмічалась наявність палісадної паренхіми в стеблах деяких сукулентних рослин роду *Euphorbia* (STEINMANN 2000; MAUSETN 2004), однак для досліджуваних нами видів ця ознака виявлена вперше. Крім того, автори не зазначали, яким саме чином розташовані стовпчасті клітини. Ми з'ясували, що на відміну від палісадної паренхіми в листках, де клітини мають приблизно однакову форму та розміри й розташовані паралельно рівними шарами і таких шарів може бути декілька (ВАСИЛЬЕВ *и др.* 1988; ВАСИЛЬЕВ 1988), в стеблах клітини групуються по кілька у радіальні, паралельні один до одного ряди. При цьому довжина цих клітин (радіальний параметр) може значно

відрізнятись, а ширина (тангентальний параметр) – приблизно однакова. Таким чином, створюється ефект оптичних волокон, коли світло проходить уздовж довгої осі клітини до наступної, а крізь неї ще далі. При цьому кількість шарів стовпчастих клітин (Табл. 2) можна поррахувати лише приблизно, оскільки в двох сусідніх рядах вона може значно відрізнятися (Рис. 1).

Найбільша кількість шарів стовпчастої паренхіми спостерігається в пагонах II типу *E. tirucalli* L. (рослина має два типи вегетативних пагонів (КАЛАШНИК 2009), при тому, що пагони I типу стовпчастої паренхіми не мають. Цей факт є додатковим свідченням того, що пагони II типу у даного виду виконують функції наближені до функцій листків, що зазначалось нами раніше (КАЛАШНИК 2009). Найменшу кількість стовпчастої паренхіми містять пагони *E. trigona* Miller. Стівпчаста паренхіма в пагонах рослин даного виду імовірно не несе значного функціонального навантаження, тому розвинута досить слабо.

Відомо, що на ступінь розвитку палісадної паренхіми впливає кількість сонячної радіації (ГАМАЛЕЙ ТА ШИЙРЕВДАМБА 1988). Тому кількість шарів стовпчастих клітин в листках

Табл. 3. Зв'язок ступеню редукції листків та наявності палисадної паренхіми в стеблах досліджуваних рослин.**Tab. 3.** Correlation of leaves reduction and presence of palisade parenchyma in the stems of plants studied.

Ступінь редукції листків	Палисадна паренхіма у стеблi	
	Наявна	Відсутня
Справжні листки	<i>E. neriifolia</i> L.	<i>E. bubalina</i> Boissier, <i>E. dendroides</i> L., <i>E. leuconeura</i> Boissier, <i>E. milii</i> Bojer ex Hooker, <i>E. pteroneura</i> A. Berger
Частково редуковані листки	<i>E. ingens</i> Meyer ex Boissier, <i>E. trigona</i> Miller, <i>E. lamarckii</i> Sweet, <i>E. tirucalli</i> L.	<i>E. monteiri</i> Hooker
Сильно редуковані листки	<i>E. abyssinica</i> Gmelin, <i>E. caerulea</i> Sc. Haworth, <i>E. mammillaris</i> L., <i>E. meloformis</i> Aiton, <i>E. grandicornis</i> Goebel ex N.E. Brown	<i>E. epiphylloides</i> S. Kurz, <i>E. franckiana</i> A. Berger, <i>E. grandidens</i> Haworth, <i>E. greenwayi</i> P.R.O. Bally et S. Carter
Повністю редуковані листки (афіальні рослини)	<i>E. obesa</i> Hooker, <i>E. pseudocactus</i> A. Berger	<i>E. stenoclada</i> Baillon

залежить від освітленості конкретної частини пагона і не може бути статистичним показником без врахування кількості світла. Імовірно схожий механізм діє і в стеблах, однак сама наявність палисадної паренхіми однозначно свідчить про значний ступінь спеціалізації хлоренхіми.

Стебла 11 досліджуваних нами видів (*E. stenoclada* Baillon, *E. franckiana* A. Berger, *E. pteroneura* A. Berger, *E. epiphylloides* S. Kurz, *E. grandidens* Haworth, *E. bubalina* Boissier, *E. greenwayi* P.R.O. Bally et S. Carter, *E. dendroides* L., *E. monteiri* Hooker, *E. leuconeura* Boissier, *E. milii* Bojer ex Hooker) не мають стовпчастої паренхіми. Всі клітини хлоренхіми в стеблах цих рослин типові для паренхіми – округлі та мають ізодіаметричну форму, що, ймовірно, свідчить про зростання цих рослин в умовах нижчої інсоляції, аніж в попередньому випадку, або слабшу спеціалізацію тканин стебла до виконання асиміляційної функції. Васильєв (ВАСИЛЬЄВ *и др.* 1988) вказував, що в результаті існування у степах, пустелях, на сухих схилах та інших відкритих місцях, ксерофіти добре пристосовані до яскравого освітлення. Тому не завжди можна відмежувати ксероморфні ознаки від ознак, зумовлених пристосуванням до яскравого освітлення. Таким чином, наявність та кількість стовпчастої паренхіми напряду не

свідчить про пристосування до зростання в умовах певного ступеню аридності, проте її поява, імовірно, спричинена зростанням рослин в умовах високої інсоляції. Отже наявність стовпчастої паренхіми в стеблах досліджуваних рослин є доказом зростання їх в умовах високої інсоляції, що повністю узгоджується із картою розподілу сонячної енергії на планеті (BREYER & KRIES 2009). Порівнявши цю карту із картою аридних територій (БАБАЕВ *и др.* 1986), можемо відмітити, що території, куди припадає найбільше сонячного світла, є водночас і найбільш аридними територіями.

Проте, нами виявлено ще одну залежність. Більшість рослин, в стеблах яких наявна стовпчаста паренхіма, мають частково, сильно чи повністю редуковані листки (Табл. 3), а площа поверхні стебел більш ніж удвічі перевищує площу поверхні листків (КАЛАШНИК 2014). Ці дані цілком узгоджуються із переходом функції фотосинтезу від листків до стебел. Виключенням є лише *E. neriifolia*. Рослини цього виду мають справжні сезонні листки, площа поверхні яких більш ніж удвічі перевищує площу зелених стебел, та добре розвинену палисадну паренхіму в стеблi. З'ясування причин такого поєднання ознак потребує подальших досліджень.

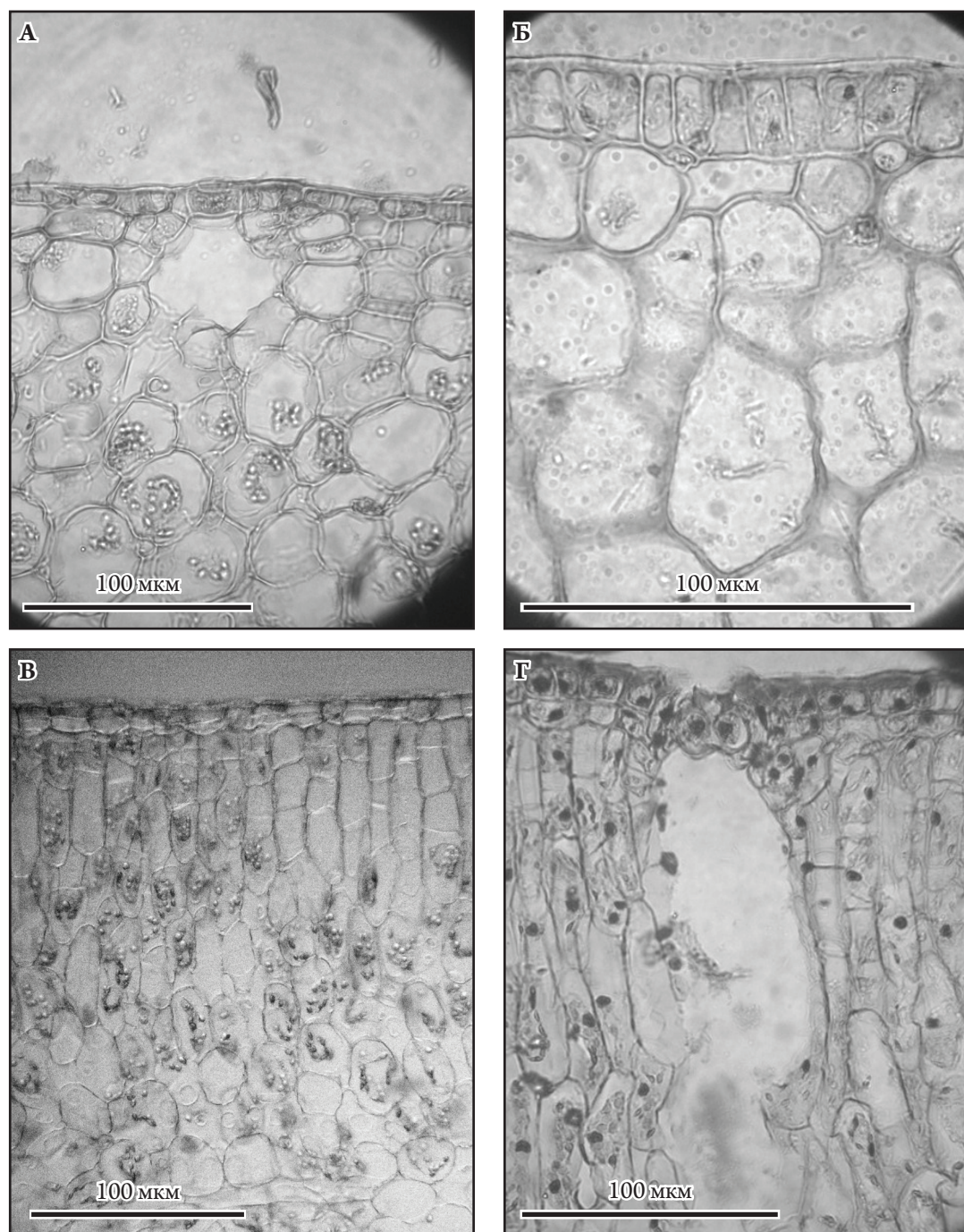


Рис. 1. Хлоренхіма в пагонах: А – *Euphorbia epiphylloides*; Б – *E. leuconeura*; В – *E. ingens*; Г – *E. abyssinica*.

Fig. 1. Chlorenchyma in shoots: А – *Euphorbia epiphylloides*; Б – *E. leuconeura*; В – *E. ingens*; Г – *E. abyssinica*.

Висновки

З огляду на вищевказане можна зробити наступні висновки:

- палисадна паренхіма в стеблі відрізняється від такої в листках за формою, розмірами та розміщенням клітин;

- оскільки стовпчаста паренхіма у стеблі характерна далеко не для всіх видів роду *Euphorbia*, які мають багаторічні зелені стебла, то її можна вважати вторинним або наслідковим пристосуванням до виконання стеблом функції фотосинтезу. Тобто спочатку з'явилась фотосинтезуюча паренхіма і лише після цього у частини видів її клітини набули палисадної форми;

- наявність чи відсутність в первинній корі стовпчастої паренхіми свідчить про рівень спеціалізації тканин пагона до виконання асиміляційної функції;

- поява палисадної паренхіми в стеблах сукулентно-стеблових рослин пов'язана з редукцією листків та, імовірно, є одним із її наслідків.

Використані джерела

- БАБАЕВ А.Г., ЗОНН И.С., ДРОЗДОВ Н.Н., ФРЕЙКИН З.Г. 1986. Пустыни. Мысль, Москва.
- ВАСИЛЬЕВ А.Е., ВОРОНИН Н.С., ЕЛЕНЕВСКИЙ А.Г., СЕРЕБРЯКОВА Т.И., ШОРИНА Н.И. 1988. Ботаника: Морфология и анатомия растений: учеб. пособие для студентов пед. ин-тов по биол. и хим. спец. Просвещение, Москва
- ВАСИЛЬЕВ Б.Р. 1988. Строение листа древесных растений различных климатических зон. Издательство Ленинградского университета, Ленинград.
- ГАЙДАРЖИ М.М., НІКІТІНА В.В., БАГЛАЙ К.М. 2011. Сукулентні рослини (Анатомо-морфологічні особливості, поширення й використання). ВПЦ «Київський університет», Київ.
- ГАМАЛЕЙ Ю.В., ШИЙРЕВАДМБА Ц. 1988. Структура растений Заалтайской Гоби. В кн.: ГАМАЛЕЙ Ю.В., ГУНИН П.Д., КАМЕЛИН Р.В., СЛЕМНЕВ Н.Н. (ред.), Пустыни Заалтайской Гоби. Характеристика растений-доминантов: 44–106. Наука, Ленинградское отделение, Ленинград.
- КАЛАШНИК С.О. 2009. Особливості продихового апарату видів роду *Euphorbia* L. (Euphorbiaceae Juss.) з різними типами пагонів. *Збереження біорізноманіття тропічних і субтропічних рослин (мат-ли міжнар. наук. конф., Київ, 2009)*: 115–119.
- КАЛАШНИК С.О. 2014. Співвідношення площі листків та зелених стебел і ступінь редукції листків у сукулентних рослин роду *Euphorbia* L. (Euphorbiaceae Juss.). *Mod. Phytomorphol.* 6: 277–281.
- КАЛАШНИК С.О., ГАЙДАРЖИ М.М. 2013. Анатомічна характеристика стебел однорічних пагонів сукулентних рослин роду *Euphorbia* L. (Euphorbiaceae). *Укр. ботан. журн.* 70 (1): 45–53.
- РОМЕЙС Б. 1954. Микроскопическая техника. Издат. иностр. лит., Москва
- ЭЗЛУ К. 1980. Анатомия семенных растений. Мир, Москва.
- BREYER C., KNIES G. 2009. Global energy supply potential of concentrating solar power. *Proc. SolarPACES*: 1–9.
- CARTER S. 2004. *Euphorbia*. Illustrated handbook of succulent plants: Dicotyledons: 102–203. Springer-Verlag, Berlin.
- MAUSETH J.D. 2004. The structure of photosynthetic succulent stems in plants other than cacti. *Int. J. Plant Sci.* 165 (1): 1–9.
- STEINMANN V.W. 2000. Comparative anatomy of the New World succulent *Euphorbia* (Euphorbiaceae). *Botany 2000! (Oregon Convention Center, 6-10 August, 2000 Portland, OR)*: 40. <http://www.botany.org/bsa/portland/section2/abstracts/40.shtml>

CHLORENCHYMA IN STEM OF SUCCULENT PLANTS FROM THE GENUS *EUPHORBIA* L. (EUPHORBIACEAE)

S.O. KALASHNYK

Abstract. The necessity of photosynthesis execution by stems causes the structural and functional changes in plants. The stems of majority of succulent plants of the genus *Euphorbia* L. are covered only with the epidermis for a long time. In plants of some species the palisade parenchyma can appear which can be considered as a secondary or consequential tool to perform photosynthesis function by their stems. The anatomical structure of green annual stems of 23 *Euphorbia* species was examined. For 12 of them the palisade parenchyma has been established. The palisade parenchyma in the

stem differs from such in the leaf by cells form and size as well as cells arrangement. The presence or absence of palisade parenchyma in the primary cortex indicates the level of specialization of stem tissues to perform the assimilation function. As the degree of development of palisade parenchyma depends on the amount of solar radiation, the presence and number of palisade parenchyma does not directly confirm the adaptation to the growth in conditions of a certain degree of aridity. Its appearance is could be caused also by growth under high insolation. Undoubtedly, appearance of palisade parenchyma in the stems of stem-succulent plants is correlated with reduction of leaves and probably is consequence of this.

Key words: *Euphorbia*, *chlrenchyma*, palisade (columnar) parenchyma, anatomy of stem, succulence, photosynthesis, insolation, arid areas

Taras Schevchenko National University of Kyiv, ESC "Institute of Biology", O.V. Fomin Botanical Garden, Petliura, str. 1, 01032 Kyiv, Ukraine; kalashniks@ukr.net